Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México,
Serie Zoología 69(2): 155-164.1998

HERRMANNELLA TIVELAE (CRUSTACEA: COPEPODA) ASOCIADO A LA ALMEJA PISMO, *TIVELA STULTORUM* (MOLLUSCA: BIVALVIA) EN BAJA CALIFORNIA, MÉXICO.

JORGE CÁCERES-MARTÍNEZ*
PATRICIA MACÍAS-MONTES DE OCA *
MARCO LINNÉ UNZUETA**
REBECA VÁSQUEZ-YEOMANS*
EDUARDO SUÁREZ-MORALES***

RESUMEN

La almeja pismo, *Tivella stultorum,* se extrae en las costas del Pacífico de Baja California, México, para consumo humano. A pesar de su importancia comercial, no hay estudios sobre los parásitos o comensales asociados. Durante un estudio realizado entre junio de 1996 y junio de 1997, se encontró al copépodo *Herrmannella tivelae* en las branquias y manto de la almeja. Este es el primer registro de *H. tivelae* en México. Se registraron de 1 a 128 copépodos por hospedero y prevalencias del 96 al 100%. No se encontraron daños histológicos asociados a la presencia del copépodo en branquias o manto, ni en el tracto digestivo (intestino, estómago y divertículos digestivos). No hubo relación entre el número de copépodos y el Indice de Condición (IC) del hospedero. La ausencia de daños y de relación con el Indice de Condición, sugieren que *H. tivelae* es un comensal de *T. stultorum* pero se requieren otros estudios para confirmar el tipo de asociación. Los copépodos vivos tienen un cuerpo translúcido con una banda marrón que va desde el prosoma al urosoma; esta característica no había sido descrita previamente.

Palabas clave: *Tivella stultorum*, *Herrmannella tivelae*, asociación, simbiosis.

* Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Departamento de Acuicultura. A.P. 2732, 2800; Ensenada, Baja California, México.

** Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (Cibnor), Unidad Guaymas. A.P. 349, 85400, Guaymas, Sonora, México.

*** El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Unidad Chetumal, A.P. 424, Chetumal, Quintana Roo 77000. México.

ABSTRACT

The Pismo clam, *Tivella stultorum* is exploited in the Pacific coast of Baja California, NW Mexico. In spite of its commercial importance there are no surveys on the parasites or commensals associated to local populations of this mollusc. During a study carried out between June 1996 and June 1997, the copepod *Herrmannella tivelae* was found in the mantle and gills of the clam. This is the first record of *H. tivelae* in México. Its occurrence ranged from 1 to 128 copepods per clam and the prevalence was from 96 to100%. No histological damages were associated to the presence of this copepod in mantle and gills, or even in the digestive tract (gut, stomach and digestive diverticula). There was not relation between the Condition Index (CI) of the host and the number of copepods. These two facts suggest that *H. tivelae* is a commensal in *T. stultorum*, however, further studies are needed to confirm the association type. Living copepods have a transparent body with a wide brown band from the prosome to the urosome; this is the first description of *H. tivelae* color.

Key words: *Tivela stultorum, Herrmannella tivelae*, association, symbiosis

INTRODUCCIÓN

El copépodo *Herrmannella tivelae* fue descrito por Illg (1949) a partir de hembras y machos recolectados de la cavidad paleal de una almeja pismo, *Tivella stultorum* (Mawe) de la Bahía de Monterey, California. Originalmente la especie fue asignada al género *Paranthessius* Claus (Illg, 1949; Humes, 1970). Después, Humes & Stock (1973) la ubicaron en el género *Herrmannella* y la redescribieron con base en los ejemplares tipo de Illg. Estos autores señalaron que no se conoce la coloración de este copépodo en vivo. Los autores referidos no aportaron información respecto a la naturaleza de la asociación entre el bivalvo *T. stultorum* y el copépodo *H. tivelae*, o a la biología de este copépodo.

A pesar de que existen alrededor de 230 especies de copépodos simbiontes de invertebrados marinos, incluyendo moluscos bivalvos, se conoce poco acerca de la naturaleza de dichas asociaciones (Gotto, 1993). Una de las más estudiadas se refiere al copépodo parásito *Mytilicola intestinalis* que se aloja en el intestino de mitílidos y otros bivalvos; esta especie es considerada una plaga por los daños que provoca (Sparks, 1962; Davey *et al.*, 1978; Dare, 1981; Paul, 1983; Theisen, 1987; Robledo *et al.*, 1994). Otros copépodos parásitos de moluscos incluyen a *Pseudomyicola spinosus* y *Modiolicola gracilis* que además de alojarse en la cavidad paleal, penetran al intestino y estómago de ostiones, mejillones y almejas. Su acción provoca ruptura de los órganos donde se alojan; llegan al tejido conectivo del hospedero y producen un daño severo y una reacción del hospedero evidente (granulocitoma) (Dinamani & Gordon, 1974; Cáceres-Martínez & Vásquez-Yeomans, 1997, 1998).

La explotación comercial de almeja Pismo en Baja California, México, comenzó a registrarse hacia 1970 y el volumen de captura más alto (1,400 Tm.) se registró en 1980 (Searcy-Bernal, 1989). Aunque su producción ha caído recientemente por debajo de las 200 Tm anuales, sigue siendo un recurso muy apreciado en la zona. Las causas de esta disminución se han asociado con la sobrepesca (Searcy-Bernal & Juárez,1991). Sin embargo, factores como la acción de parásitos pueden afectar la supervivencia de la almeja, pero aún no han sido evaluados. No existen estudios sobre los parásitos que pudiesen afectar las poblaciones locales o las de Monterey, California. Se desconoce si la población local está asociada con el copépodo *Herrmannella tivelae* como sucede en la población californiana; no existen datos de la naturaleza de esta asociación.

Durante el estudio de simbiontes asociados a bivalvos de importancia comercial en Baja California, es frecuente encontrar copépodos. El objetivo de este estudio es determinar la identidad y el tipo de relación simbiótica que establece el copépodo con la almeja Pismo, definir en que parte del cuerpo de su hospedero se aloja y si causa daños en el mismo, tales como erosión de los epitelios o invasión de tejido conectivo. Además, se documentan algunos aspectos relativos a la biología y morfología del copépodo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se recolectaron manualmente 98 ejemplares adultos de la almeja Pismo *Tivella stultorum* durante tres muestreos en la Bahía Falsa en San Quintín, Baja California, México (30° 24' N y 30° 30' N; 115° 57' E y 116° 01' E). En esta bahía se concentran lotes de esta especie para su posterior comercialización. El primer muestreo se realizó en junio de 1996, se recolectaron 28 ejemplares (longitud total promedio 117 mm, EE = 0.92); el segundo en noviembre del mismo año, se recolectaron 30 ejemplares (longitud total promedio 129 mm, EE = 1.33); y el tercero en junio de 1997, se recolectaron 40 ejemplares (longitud total promedio 113 mm, EE = 1.38). Las almejas se colocaron en bolsas de plástico y se transportaron al laboratorio en una hielera. Al llegar al laboratorio se colocaron individualmente sobre cajas de Petri para recuperar el líquido intervalvar en caso de que algunas de ellas se abrieran. Las almejas se mantuvieron en refrigeración (4°C) y se analizaron al siguiente día del muestreo. Las almejas se limpiaron de epibiontes y materia orgánica, siempre se procuró recuperar el agua intervalvar durante la manipulación. Posteriormente, se midieron (LT = longitud total del eje más ancho) y se pesaron (PT = peso total). Cada almeja se abrió sobre la caja de Petri para recuperar el agua contenida en la cavidad paleal. Tanto en el agua intervalvar recuperada, como en el cuerpo de la almeja (manto y branquias) se buscaron copépodos con la ayuda de un microscopio estereoscópico. En todos los casos se registró el número total de copépodos, su talla, sexo y estadio de desarrollo (copepodito o adulto). En el caso de las hembras se consideraron tres estadios de desarrollo: hembras adultas sin

sacos ovígeros (G1), hembras con sacos ovígeros translúcidos (G2) y hembras con sacos ovígeros rosados (G3), coloración que indica un mayor desarrollo (Do *et al.*, 1984). Se estimó la prevalencia para cada periodo de muestreo, considerando el número de almejas infestadas dividido entre el número total de almejas revisadas expresado en porcentaje. Una vez revisados los ejemplares, se obtuvo el peso de la carne (PV) y el peso de la concha (PC); estos datos y el peso total (PT) son necesarios para obtener el índice de condición (IC) recomendado por Aguirre (1979).

$$IC = \frac{PV}{(PT - PC)} X\ 100$$

Este IC considera la diferencia entre el volumen ocupado por la carne y el del agua intervalvar; al no requerirse la desecación o incineración de la carne, los tejidos pueden conservarse para estudios histológicos. Un indicador del efecto negativo entre copépodos parásitos y sus moluscos hospederos es el IC, ya que a mayor cantidad de copépodos parásitos corresponde un menor IC, relacionado con el daño que causan ciertos copépodos parásitos por la obstrucción del estómago e intestinos y por la erosión que provocan en el epitelio columnar de dichos órganos (Dinamani & Gordon, 1974; Paul, 1983; Theisen, 1987; Robledo *et al.*, 1994; Cáceres-Martínez *et al.*, 1996).

Después de la revisión externa, se eligieron al azar diez almejas en cada uno de los muestreos y se disectó la glándula digestiva de cada una de las almejas seleccionadas en busca de copépodos. Durante el último muestreo (junio, 1997), el cuerpo blando de 30 almejas se removió de la concha y se fijó en líquido de Davison (Shaw & Battle, 1957) por 24 h para realizar la evaluación histopatológica. Se separó la glándula digestiva completa y fracciones de branquias y manto en donde previamente se observó la presencia de los copépodos. Estos tejidos se incluyeron en parafina y se seccionaron con microtomo a intervalos de 5μm; las secciones obtenidas se tiñeron con hematoxilina y eosina. Para determinar la posible relación entre el IC de la almeja y el número de copépodos alojados, se realizó una regresión lineal. La comparación entre el número de copépodos por muestreo se realizó mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía, previa comprobación de la normalidad de los datos e igualdad de varianzas. La comparación de medias se realizó mediante la prueba de Student Newman-Keuls (Sokal & Rohlf, 1981). Para determinar el grado de agregación de los copépodos en la población de almejas, se calculó el coeficiente de dispersión (CD):

$$CD = \frac{S^2}{X}$$

En donde S^2 es la varianza y X el promedio de copépodos por almeja examinada por muestreo (Sokal & Rohfl, 1981).

RESULTADOS

Se encontraron numerosos copépodos asociados a la almeja, tanto en el agua intervalvar recuperada en las cajas de petri, como reptando sobre el manto y entre las demibranquias y palpos labiales de las almejas. Sus movimientos lentos facilitaron su recolección y registro. El estudio taxonómico permitió la identificación de *Herrmannella tivelae* (Illg, 1949; Poecilostomatoida, Lichomolgoidea, Sabelliphilidae). *Herrmannella tivelae* es fácilmente distinguible de las otras 15 especies del género por la combinación de varios caracteres: 1) los cuatro segmentos proximales de la anténula son de anchura similar, 2) el tercer segmento exopodal de la cuarta pata tiene dos espinas externas y una terminal, 3) los segmentos endopodales 1-3 de la cuarta pata con procesos espiniformes en el margen lateral externo. La coloración de esta especie es característica: el cuerpo es translúcido, dorsalmente presenta una franja ancha de color marrón, desde el prosoma hasta casi la base del urosoma (Fig. 1). Aunque la talla media de los machos adultos es de 1.37 mm y de 1.58 mm para las hembras con sacos ovígeros, la franja marrón permite detectarlos a simple vista sobre los tejidos claros de la almeja, ya que se aprecian como pequeños filamentos obscuros. Se depositaron ejemplares de referencia en El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur) Unidad Chetumal, con número de Catálogo ECO-CH20244 y en el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. con número de Catálogo USNM-239270.

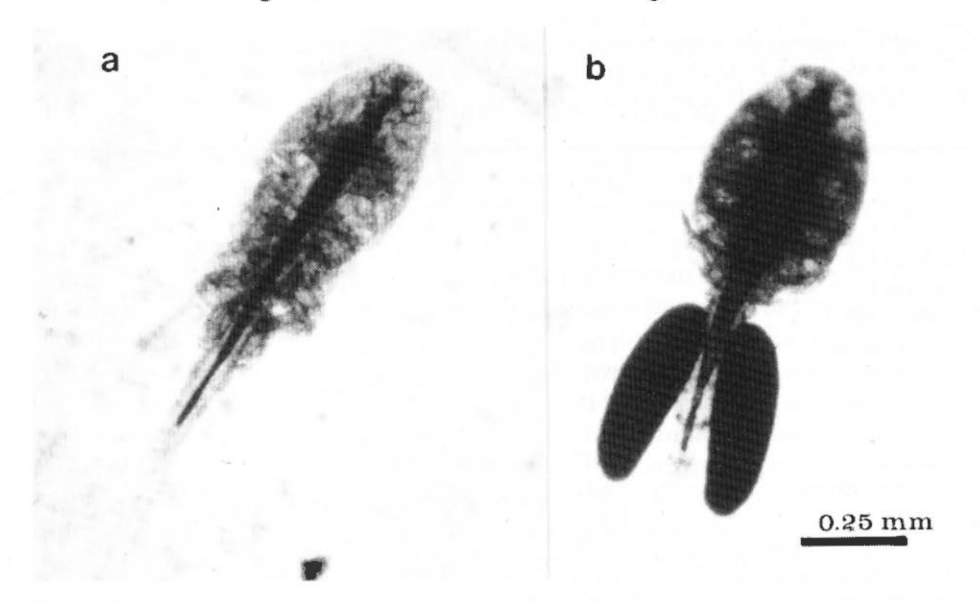


Fig. 1. *Herrmannella tivellae* macho (a) y hembra con sacos ovígeros (b). Nótese la franja que recorre el cuerpo desde el prosoma al urosoma; es de color marrón y más ancha en las hembras.

A nivel macroscópico no se observó alteración alguna sobre el cuerpo de la almeja, relacionada con la presencia de los copépodos. El análisis histológico efectuado a las almejas tampoco reveló daño alguno (erosión o ruptura) en los tejidos de las branquias, manto o palpos labiales que estuviese relacionado con la presencia o acción de *Herrmannella tivelae*. No se encontró a *H. tivelae* durante la disección de las glándulas digestivas; tampoco se halló evidencia de alteración atribuible al copépodo, durante el estudio histopatológico de las mismas (epitelios del intestino y estómago erosionados, granulocitomas en tejido conectivo). No se encontró relación entre el número de copépodos y el índice de condición (IC) de la almeja Pismo ($y = 58.07 + 0.16x$, $R^2 = 0.05$, $F = 4.03$, $p = 05$).

La prevalencia del copépodo fue de 100% en los muestreos de junio de 1996 y junio de 1997 y de 96% en el muestreo de noviembre de 1996. En el caso de almejas infestadas, el número de copépodos osciló entre 1 y 128 individuos por hospedero. El número de copépodos en todos sus estadios y sexo fue similar en los muestreos de verano, pero diferente al del muestreo de invierno; esta diferencia fue estadísticamente significativa ($F = 6.7$, $p = 0.01$, SNK $p < 0.05$) (Cuadro 1). La proporción de sexos fue en promedio 1:1. Se encontraron hembras con sacos ovígeros en diferentes estadios de desarrollo y copepoditos en los tres muestreos realizados (Cuadro 1). Los coeficientes de dispersión para cada muestreo se muestran en el cuadro 1 e indican un alto grado de agregación.

Cuadro 1. Número de *Herrmannella tivelae* (hembras, por grado de desarrollo de sacos ovígeros, y total; machos, copepoditos, promedio de copépodos por almeja, desviación típica, intervalo, coeficiente de agregación y proporción de sexos encontrados en este estudio)

	Junio 1996	Noviembre 1996	Junio 1997	Total
Número de almejas	28	30	40	78
Hembras G1	72	29	43	144
Hembras G2	12	5	44	61
Hembras G3	32	17	56	105
Total hembras	116	51	143	310
Total machos	104	48	175	327
Copepoditos	24	5	19	48
Total	244	104	337	685
Promedio	22.07	4.63	19.45	14.69
Desviación típica	29.47	3.29	25.05	22.99
Intervalo	1-128	0-13	1-79	0-128
Coeficiente de agregación	39.30	2.34	32.30	35.98
Relación hembra:macho	1.1:1	1.1:1	0.8:1	0.9:1

DISCUSIÓN

Esta especie solamente se había registrado en la zona de Monterey, California (*ca.* 35°N); su hallazgo en San Quintín, Baja California (30° 30'N) permite establecer una ampliación latitudinal en su distribución. Este es el primer registro del género *Herrmannella* en México; la especie no había sido registrada al sur de los 35°N. La coloración *in vivo* se había descrito sólo para tres de las 16 especies conocidas de este género: *H. bullata* (Humes & Stock, 1973); *H. dissidens* (Humes, 1970) y *H. caribaeus* (Humes, 1970). En ninguno de estos casos se presenta un patrón de coloración como el descrito para *H. tivelae*. Dada la especificidad de su asociación con la almeja Pismo, se presume que los patrones de distribución de ambas especies son coincidentes; esto se ha observado en otras especies de copépodos parásitos de moluscos (Gotto, 1993). Además de *H. tivelae*, otras especies de *Herrmannella* se asocian exclusivamente con una especie particular de moluscos bivalvos, *v.gr.*, *H. haploceras* (Bocquet & Stock, 1958), *H. inflatipes* (Humes & Cressey, 1958), *H. mesodesmatis* (Humes, 1967) y *H. saxidomi* (Illg, 1949) (Humes, 1970; Humes & Stock, 1973). Sin embargo, la naturaleza de dichas asociaciones ha sido muy poco estudiada. Holmes & Minchin (1991) sugieren la posibilidad de una relación de parasitismo entre *Herrmannella duggani* y la ostra europea *Ostrea edulis* L. ya que encontraron anormalidades en las branquias de las ostras infestadas. Sin embargo, subrayan que los copépodos estudiados se recolectaron mediante lavados de la cavidad paleal, lo que indica que no se encuentran fijados al tejido del hospedero como sucede en otros casos de copépodos parásitos; además, no hicieron observaciones acerca de su acción, del efecto en los órganos de la ostra, ni estudios histopatológicos. En el presente estudio, la ausencia de daños histológicos en branquias, manto y glándula digestiva de la almeja *T. stultorum* asociados con la presencia de *H. tivelae* y el hecho de que no se encontró relación entre el IC del hospedero y el número de copépodos, sugieren que la relación entre el copépodo y la almeja no es de carácter negativo (parasitismo). Es probable que los copépodos aprovechen las partículas alimenticias que se encuentran en las branquias y cavidad paleal de la almeja. En este sentido, el molusco se beneficiaría por la «limpieza» continua de branquias y manto que realizan los copépodos al alimentarse, favoreciendo la eficiencia de filtración de las branquias del hospedero. En conjunto, estos datos sugieren que la naturaleza real de la asociación pudiese ser de tipo comensal y no parasitaria como en otros casos similares. Sin embargo, estas observaciones son de carácter preliminar y se requiere de estudios específicos para corroborarlas. Además es necesario considerar que la definición del concepto de parasitismo es aún confusa e involucra no sólo un daño físico al hospedero, sino también, una dependencia trófica, preferencia de hábitat y modificaciones estructurales adaptativas (Brooks & McLennan, 1993).

Por otro lado, no habría que descartar la posibilidad de que pudiesen ocurrir daños a largo plazo en los tejidos del hospedero, tal como lo sugieren Poquet *et al.* (1994) para el caso del copépodo *Modiolicola gracilis* (Wilson, 1935), también asociado

con bivalvos. Al igual que *Herrmannella tivelae*, *M. gracilis* no muestra adaptaciones al parasitismo, en contraste con especies verdaderamente parásitas como *Mytilicola intestinalis*. Sin embargo, el análisis de las funciones específicas de las glándulas del integumento y la caracterización bioquímica de las capas de la cutícula podrían permitir identificar alteraciones a largo plazo en los tejidos del hospedero.

La presencia de hembras ovígeras y con huevos en diferente grado de maduración encontrados en los tres muestreos indica que *Herrmannella tivelae* puede desovar en verano e invierno. Al respecto, Do & Kahijara (1986) y Cáceres-Martínez *et al.* (1996) determinaron la presencia de hembras ovígeras de *Pseudomyicola spinosus* (Raffaelle & Monticelli, 1985) durante todo el año. Do & Kahijara (1986) mencionaron que pueden coexistir hasta seis generaciones de *P. spinosus* en un año. La presencia de copepoditos de *H. tivelae* en la almeja Pismo sugiere que la madurez sexual puede alcanzarse dentro del hospedero, tal como lo apunta Humes (1954) para el caso de *P. spinosus*. Estas características también pueden explicar el alto grado de agregación obtenido en los tres muestreos.

La proporción de sexos observada indica un gonocorismo estable aunque éste es un aspecto en el que también habría que profundizar. Para otras especies como *Pseudomyicola spinosus,* alojada en el mejillón azul *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.), Do & Kahijara (1986) reportaron un predominio de hembras, mientras que Cáceres-Martínez & Vásquez-Yeomans (1997) encontraron una proporción ligeramente mayor de machos para esta misma especie alojada en *Mytilus californianus*. Por su parte, Costanzo & Calafiore (1987) observaron un mayor porcentaje de machos de *Modiolicola insignis* (Aurvillius) entre mayo y agosto, mientras que entre octubre y abril el porcentaje de hembras fue mayor. La menor prevalencia y número de *Herrmannella tivelae* detectados en el muestreo de invierno respecto a los muestreos de verano, indica que las condiciones en esa época del año pueden no ser favorables para el copépodo. Sin embargo, es necesario realizar estudios sobre la fluctuación de la densidad de esta especie a lo largo de un ciclo anual para determinar con claridad la amplitud de las variaciones estacionales que sugieren los resultados de este estudio. Los cambios en la densidad de población de copépodos asociados a moluscos bivalvos ha sido estudiado en algunas especies. Grainger (1951) encontró una menor población de adultos de *Mytilicola intestinalis* en el verano que en el invierno, mientras que Costanzo & Calafiore (1987) encontraron que *M. insignis* es más abundante en verano que en invierno en Lago Faro, Italia.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Sr. Juan Cota el habernos permitido realizar este estudio con ejemplares de su propiedad. Janet W. Reid facilitó literatura de la Biblioteca Wilson de Copepoda, en el National Museum of Natural History, Washington, D.C. Este trabajo fue financiado mediante el proyecto interno de CICESE 623106.

LITERATURA CITADA

AGUIRRE, M. P. 1979. Biología del mejillón (*Mytilus edulis*) de cultivo de la Ria de Vigo. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía 5*: 107-160.

BOCQUET, C. & J. H. STOCK. 1958. Copépodes parasites d'invertébrés des cotes de France. VI. Description de *Paranthessius myxicolae nov. sp.*, copépode semi-parasite du sabellidae *Myxicola infundibulum* (Rénier). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenshappen Series C 61* (2) : 243-253.

BROOKS, D. R. & D. A. MCLENNAN. 1993. Parascript parasites and languaje of evolution. Smithsonian Institution Press. 429 p.

CÁCERES-MARTÍNEZ, J., R. VÁSQUEZ-YEOMANS & E. SUÁREZ-MORALES. 1996. Two parasitic copepods, *Pseudomyicola spinosus* and *Modiolicola gracilis* associated with edible mussels, *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus* from Baja California NW México. *Journal of Shellfish Research 15*(3): 45-49 .

CÁCERES-MARTÍNEZ, J. & R. VÁSQUEZ-YEOMANS 1997. Presence and histopathological effects of the copepod *Pseudomyicola spinosus* in *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus*. *Journal of Invertebrate Pathology 70* (2): 150-155.

CÁCERES-MARTÍNEZ, J. & R. VÁSQUEZ-YEOMANS. 1998. Metazoan parasites and pearls in coexisting mussel species: *Mytilus californianus*, *Mytilus galloprovincialis* and *Septifer bifurcatus*, from an exposed rocky shore in Baja California, NW México. *The Veliger 4* (41):

COSTANZO, G. & N. CALAFIORE. 1987. Seasonal fluctuation of *Modiolicola insignis* Aurvillius, 1882 (Copepoda: Poecilostomatoida: Sabelliphilidae), associated with *Mytilus galloprovincialis* in Lake Faro (Messina). *Journal of Crustacean Biology* 7: 77-86.

DARE, P. J. 1981. The susceptibility of seed oysters of *Ostrea edulis* L.and *Crassostrea gigas* Thunberg to natural infestation by the copepod *Mytilicola intestinalis* Steuer. *Aquaculture 26*: 201-211.

DAVEY, J. T., J. M. GEE & S. L. MOORE. 1978. Population dynamics of *Mytilicola intestinalis* in *Mytilus edulis* in South West England. *Marine Biology 45*: 319-327.

DINAMANI, P. & D. B. GORDON. 1974. On the habits and nature of association of the copepod *Pseudomyicola spinosus* with the rock oyster *Crassostrea glomerata* in New Zeland. *Journal of Invertebrate Pathology 24*: 305-310.

DO, T. T, T. KAJIHARA & J. S. HO. 1984. The life history of *Pseudomyicola spinosus* (Rafaele & Monticelli, 1885) from the blue mussel, *Mytilus edulis galloprovincialis* Lamarck in Tokyo Bay, Japan, with notes on the production of atypical male. *Bulletin Ocean Research Institute University of Tokyo 17*: 1-65.

DO, T. T. & T. KAJIHARA. 1986. Studies on parasitic copepod fauna and biology of *Pseudomyicola spinosus*, associated with blue mussel, *Mytilus edulis galloprovincialis* in *Japan. Bulletin of the Ocean Research Institute University of Tokyo* 23, 63p.

GOTTO, V. 1993. Commensal and parasitic copepods associated with marine invertebrates (and whales). *In*: D. M. Kermack, R. S. K. Barnes, & J. H. Crothers. *Synopses of the British Fauna New Series 46*. 264p.

GRAINGER, J. N. R. 1951. Notes on the biology of the copepod *Mytilicola intestinalis* Steuer. *Parasitology 41*: 135-142.

HOLMES, J. M. C. & D. MINCHIN. 1991. A new species of *Herrmannella* (Copepoda, Poecilostomatoida, Sabelliphilidae) associated with the oyster *Ostrea edulis* L. *Crustaceana. 60* (3): 258-269.

HUMES, A. G. 1967. Cyclopoid copepods of the genus *Paranthessius* associated with marine pelecypods in Chile. *Proceedings of the United States National Museum 124* (3628) : 1-18.

HUMES, A.G. 1970. Cyclopoid copepods of the genus *Paranthessius* associated with marine pelecypods in the West Indies. *Bulletin of Marine Science 20* (3):605-625.

HUMES, A. G. & R. F. CRESSEY. 1958. Copepods parasitic on mollusks in West Africa. *Bulletin de l'Institute Fondamental d'Afrique Noire Serie A 20*(3): 921.

HUMES, A. G. & J. H. STOCK. 1973. *A revision of the family Lichomolgidae Krossmann, 1987, cyclopoid copepods mainly associated with marine invertebrates*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 368 p.

ILLG, P. L. 1949. A review of the copepod genus *Paranthessius* Claus. *Proceedings of the United States National Museum 99* (3245) : 391-428.

PAUL, J. D. 1983. The incidence and effects of *Mytilicola intestinalis* in *Mytilus edulis* from the Rias of Galicia, North West Spain. *Aquaculture 31*:1-10.

POQUET, M, E. RIBES, M. G. BOZZO & M. DURFORT. 1994. Ultrastructure and cytochemistry of the integument of *Modiolicola gracilis*, parasitic copepod in mussel gills (*Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus edulis*. *Journal of Morphology 221*: 87-99.

RAFAELLE, F. & F. S. MONTICELLI. 1985. Descrizione di un nuovo *Lichomolgus* parasita del *Mytilus galloprovincialis* Lmk. *Atti della Regia Accademia dei Lincei 4*: 302-307.

ROBLEDO, J. A. F, M. M. SANTARÉM & A. FIGUERAS. 1994. Parasite loads of rafted blue mussels (*Mytilus galloprovincialis*) in Spain with special reference to the copepod, *Mytilicola intestinalis*. *Aquaculture 127*:287-302.

SEARCY-BERNAL, R. 1989. Dinámica de una población explotada de la almeja Pismo (*Tivella stultorum*). *In*: J. de la Rosa-Vélez y González-Farías (eds.) *Temas de oceanografía biológica en México*. Universidad Autónoma de Baja California, Mexicali, pp. 193-226.

SEARCY-BERNAL, R. & R. R. JUÁREZ. 1991. Length and age structure in commercial catch samples of the Pismo clam *Tivella stultorum* (Mawe, 1832), from playa San Ramón, B. C. México. *Ciencias Marinas 17*: 71-82.

SHAW, B. L. & H. L. BATTLE. 1957. The gross microscopic anatomy of the digestive tract of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Canadian Journal of Zoology 35*: 325-346.

SOKAL, R.R. & ROHLF, F. J. 1981. Biometry. W. H. Freeman. 859 p.

SPARKS, A. K. 1962. Metaplasia of the gut of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) caused by infection with the copepod *Mytilicola orientalis* Mori. *Journal of Insect Pathology 4*: 57-62.

THEISEN, B. F. 1987. *Mytilicola intestinalis* Steuer and the condition of its host *Mytilus edulis* L. *Ophelia. 27*: 77-86.

WILSON, C. B. 1935. Parasitic copepods from the Pacific Coast. *American Midland Naturalist 16*:776-797.